

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

CLÁUDIO LAGES GUERRA

**ESTUDO DA ANATOMIA DE UM TRILOBITA (ARTHROPODA)
REGISTRADO NO DEVONIANO DA BACIA DO PARANÁ**

CURITIBA

2016

CLÁUDIO LAGES GUERRA

**ESTUDO DA ANATOMIA DE UM TRILOBITA (ARTHROPODA)
REGISTRADO NO DEVONIANO DA BACIA DO PARANÁ**

Monografia apresentada ao Curso de Graduação em Ciências Biológicas, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, para conclusão do curso e obtenção do título de Bacharel.

Orientador: Prof.^a Dr.^a Cristina Silveira Vega

CURITIBA

2016

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à minha família pela paciência em aguentar uma graduação tão longa. À minha orientadora, pela oportunidade e aconselhamento. À Prof.^a. Dr.^a Ângela Fernandes, do Departamento de Estomatologia da UFPR, por disponibilizar o tomógrafo para realização deste trabalho. Ao trilobita (por que não?) e ao ambiente de sedimentação que permitiu sua preservação. A todos os envolvidos.

Muito obrigado.

And the lust for knowledge
was the sense of it all.

(MATTOS, A., 2002.)

RESUMO

A Formação Ponta Grossa, de idade devoniana, é parte da Bacia do Paraná sobrepondo-se à Formação Furnas e constitui-se de folhelhos, folhelhos silticos, arenitos e siltitos. A fauna lá encontrada inclui moluscos, braquiópodes e trilobitas, entre outros invertebrados. Trilobitas são artrópodes marinhos que dominaram o Paleozoico, com mais de 19 mil espécies conhecidas. Apesar da abundância de trilobitas no registro fóssil, somente cerca de 50 espécies possuem espécimes com partes moles preservadas. Para que se possa estudar o trato digestório destes animais, frequentemente é feito o uso de tomografias como técnica não-invasiva. O objetivo deste trabalho é estudar um espécime de trilobita coletado em 2006, no município de Jaguariaíva, estado do Paraná, descrito em 2008, que contém uma estrutura enovelada na região do céfalo. Cogitava-se a possibilidade de a estrutura ser um icnofóssil ou, possivelmente, uma parte do trato digestório do animal. Para testar essa hipótese, foi realizada uma tomografia da amostra. Análise cuidadosa e comparação com a literatura revelaram tratar-se de parte do tubo digestório e hepatopâncreas do trilobita. Este é o primeiro registro de trato digestório de trilobita no hemisfério sul.

Palavras-chave: Trilobita. Devoniano. Trato digestório.

ABSTRACT

The Ponta Grossa Formation, of Devonian Period, is part of the Paraná Basin, is laid over the Furnas Formation and is composed of shale, silty shale, sandstone and siltstone. The fauna found on this formation includes mollusks, brachiopods and trilobites, among other invertebrates. Trilobites are marine arthropods that dominated the Paleozoic with over 19 thousand species known. Despite the abundance of trilobites in the fossil record, soft parts are preserved in only about 50 species. To study the digestive tract of these animals, a tomography is often used as a non-invasive technique. The goal of this work is to study a trilobite specimen found in 2006 in Jaguariaíva county, Paraná State, described in 2008, that contains a curly structure in the cephalon region. It was assumed the possibilities of the structure being an ichnofossil or, possibly, part of the animal's digestive tract. To test this hypothesis, a tomography of the specimen was taken. Careful analysis and comparison with the literature revealed that it was in fact part of the digestive tract and hepatopancreas of the trilobite. It is the first record of a trilobite digestive tract in the Southern hemisphere.

Key-words: Trilobite. Devonian. Digestive tract.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

FIGURA 1 – PERFIL ESTRATIGRÁFICO	11
FIGURA 2 – TOMÓGRAFO I-CAT 1719	14
FIGURA 3 – RELAÇÕES ENTRE ARTHROPODA MODERNOS	19
FIGURA 4 – POSIÇÃO FILOGENÉTICA DE TRILOBITA.....	20
FIGURA 5 – ANATOMIA EXTERNA DORSAL DE TRILOBITA	22
FIGURA 6 – TRATO DIGESTÓRIO DE TRILOBITA.....	27
FIGURA 7 – AMOSTRA COM ESTRUTURAS CEFÁLICAS EM DESTAQUE	30
FIGURA 8 – RECONSTRUÇÃO TRIDIMENSIONAL DA TOMOGRAFIA.....	32
FIGURA 9 – ESTRUTURA GLABELAR.....	33
FIGURA 10 – DETALHE DO OLHO DO TRILOBITA.....	35
FIGURA 11 – VISTA DORSOLATERAL DO ESPÉCIME	35
FIGURA 12 – KOSZLOWSKIASPIS.....	36

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	9
2 OBJETIVO.....	13
3 MATERIAIS E MÉTODOS.....	14
4 O FILO ARTHROPODA E OS TRILOBITAS	16
4.1 TRILOBITA	20
4.1.1 Evolução e diversidade de Trilobita	20
4.1.2 Anatomia externa.....	22
4.1.3 Anatomia interna.....	25
5 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	29
6 CONCLUSÕES	37
REFERÊNCIAS.....	38

1 INTRODUÇÃO

A Bacia Sedimentar do Paraná é uma das três grandes bacias intracratônicas do Brasil. Localiza-se no centro-leste da América do Sul, ocupando parte dos territórios argentino, uruguaio, paraguaio e brasileiro por cerca de 1 500 000 km². No Brasil, a bacia abrange parte dos estados do Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Paraná, São Paulo, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso e até pequena porção de Goiás e de Minas Gerais, estendendo-se por aproximadamente um milhão de km² (MILANI et al., 2007; PETRI; FÚLFARO, 1984).

A Bacia do Paraná tem sua origem no Neo-Ordoviciano, há aproximadamente 450 milhões de anos, sobre o embasamento pré-cambriano, na região sul-ocidental do paleocontinente Gondwana (MILANI, 1997). O Gondwana surgiu 550 milhões de anos atrás a partir de terrenos originados da fragmentação do supercontinente Rodínia (TORSVIK; COCKS, 2013). Sobre este embasamento, repousam 385 milhões de anos em registro estratigráfico. Deve-se notar que, devido a eventos erosivos e à complexa e heterogênea história tectono-sedimentar da bacia, o registro sedimentar não é uniforme em sua distribuição espacial nem representa depósito contínuo de sedimentos, havendo lacunas na representação do tempo geológico. Assim, MILANI (1997) divide o arcabouço sedimentar da Bacia do Paraná em seis supersequências, conjuntos rochosos que representam intervalos de algumas dezenas de milhões de anos separados entre si por discordâncias, a saber: Rio Ivaí, Paraná, Gondwana I, Gondwana II, Gondwana III e Bauru, sendo que somente as duas primeiras são paleozoicas.

A Supersequência Rio Ivaí assenta-se diretamente sobre o embasamento e é o pacote rochoso que mais sofreu influência tectônica. A Supersequência, de amplitude Ordoviciano-Siluriano, é composta pelos arenitos da Formação Alto Garças, diamictitos da Fm. Iapó e os siltitos e folhelhos da Fm. Vila Maria, alcançando idade Llandoveryana. Entre a Supersequência Rio Ivaí e o pacote rochoso subjacente, a Supersequência Paraná, existe uma inconformidade sub-Devoniana devido à remoção erosiva

(MILANI et al., 1998, 2007). Durante o Ordoviciano e o Siluriano, a região que hoje corresponde ao estado do Paraná estava entre as latitudes 30° S e 60° S (TORSVIK; COCKS, 2013).

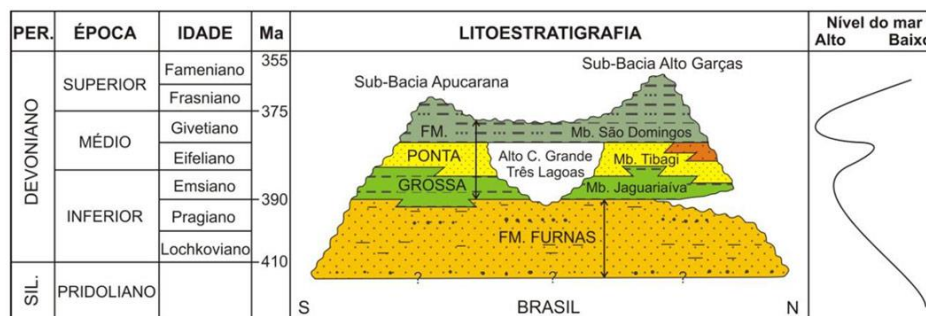
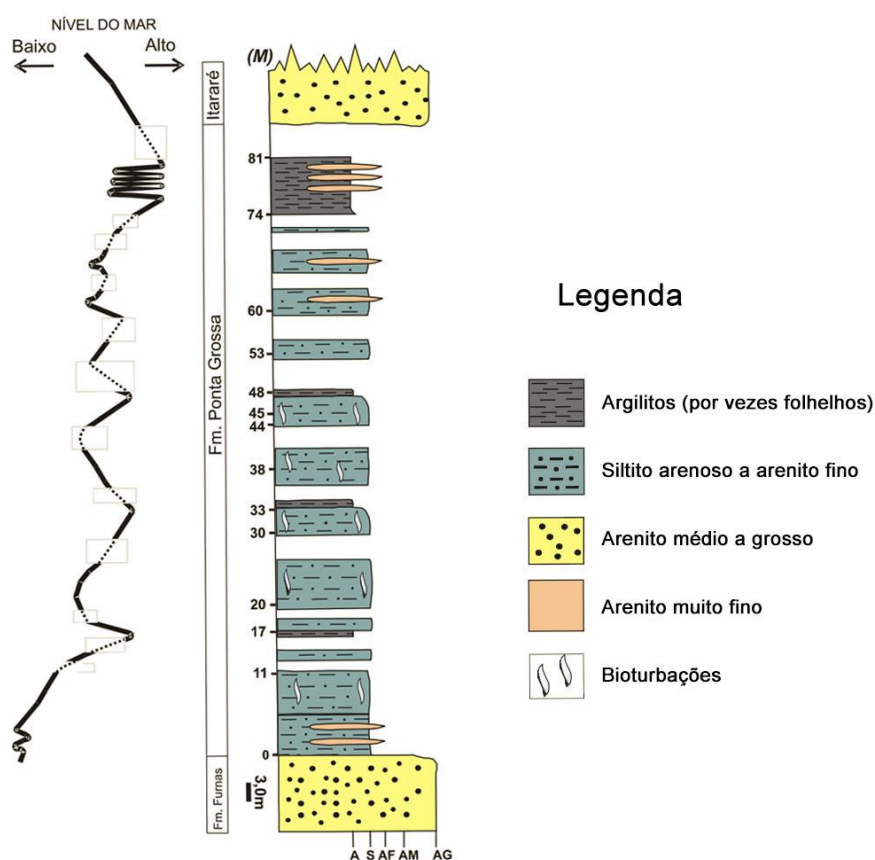
A Supersequência Paraná (FIGURA 1), de idade devoniana, é constituída por duas Formações, Furnas e Ponta Grossa (PETRI; FÚLFARO, 1984), sendo que a Formação Ponta Grossa é separada em três membros, denominados da base para o topo, Jaguariaíva, Tibagi e São Domingos (Lange & Petri, 1967, apud MILANI, 1997). Deve-se observar que uma divisão do Devoniano paranaense em três formações (Furnas, Ponta Grossa e São Domingos) foi proposta recentemente (GRAHN et al., 2013), mas como tem-se observado na maioria dos trabalhos subsequentes, decidimos por adotar a divisão tradicional no presente trabalho. O material aqui estudado é procedente do Membro Jaguariaíva, e desta forma o fato de adotar uma ou outra proposta não será discutida neste trabalho.

A Fm. Furnas, praticamente afossilífera (PETRI; FÚLFARO, 1984), é composta basicamente de arenitos praguianos. Icnofósseis, como *Arthropycus*, *Arenicolites* e *Furnasichnus* podem ser encontrados (FERNANDES et al., 2002). O pequeno ângulo de mergulho da bacia no Devoniano, desprovida de acidentes (nas palavras de Milani e colaboradores, “monótona”) favoreceu a exposição de grandes áreas em tempos de queda no nível do mar (MILANI et al., 1998).

A Formação Ponta Grossa, de maior importância no presente trabalho, apresenta idade emsiano-frasniana. A Formação é caracterizada por folhelhos, frequentemente bioturbados, com siltitos e arenitos (MILANI et al., 1998).

O Membro Jaguariaíva, datado do Emsiano, composto principalmente de folhelhos, corresponde a uma superfície de inundação decorrente da elevação eustática do mar (NG, 2013; RODRIGUES; BERGAMASCHI, 1997). São comuns concreções sideríticas e calcáreas nas porções média e superior da seção-tipo do Membro Jaguariaíva (BOLZON; AZEVEDO; ASSINE, 2002).

FIGURA 1 – PERFIL ESTRATIGRÁFICO

A**B**

A: Perfil das sequências devonianas do Paraná; B: seção colunar do afloramento de Jaguariaíva ao longo do ramal ferroviário. FONTE: Adaptado de NG (2013) e de SOARES (2007).

Na época, a região localizava-se próxima ao polo sul (TORSVIK; COCKS, 2013). Além da paleolatidade, outros fatores apontam para um ambiente de sedimentação frio: em primeiro lugar, a baixíssima frequência de corais e briozoários associada à abundância de bivalves taxodontes é um indício de clima frio (PETRI; FÚLFARO, 1984); em segundo lugar, a

distribuição dos tentaculitoideos dacryconáridos pode indicar ambientes de água fria, já que a espessura mais fina de sua concha faz com que sejam mais sensíveis a baixas temperaturas (CIGUEL, 1989). Através do estudo dos tentaculitídeos, CIGUEL (1989) concluiu que o ambiente do Membro Jaguariaíva era de águas frias e rasas e bento lamacento. O registro fóssil desse membro é representado por bivalves, braquiópodes, cnidários, graptólitos, vegetais, poliquetos, tentaculitoideos e trilobitas (NG, 2013).

O Membro Tibagi, sobreposto ao Jaguariaíva, representa a progradação de sistemas deltaicos (MILANI, 1997). É constituído de arenitos finos a muito finos, com estratificação tipo *hummocky*, entremeados de folhelhos sílticos (PETRI, 1997). O Membro Tibagi é rico no registro do braquiópode *Australospirifer iheringi*, embora também possam ser encontrados ostracodes (NG, 2013) e algas de água doce (GRAHN et al., 2013).

O Membro São Domingos, predominantemente pelítico, corresponde a uma nova inundação de larga escala (MILANI, 1997; MILANI et al., 2007). De fato, a máxima transgressão está registrada nos folhelhos givetianos do Membro São Domingos (NG, 2013). Os fósseis encontrados correspondem a braquiópodes *Notiochonetes*, lingulídeos e orbiculoides, trilobitas, vegetais e microfósseis (NG, 2013). O Membro São Domingos estende-se até o Neofrasniano (GRAHN et al., 2013; MILANI et al., 2007), formando uma discordância em relação ao pacote rochoso sobrejacente. A discordância tem origem em eventos tectônicos que promoveram o soerguimento de blocos e a erosão do registro Neodevoniano e Eocarbonífero da bacia (NG, 2013).

2 OBJETIVO

Em 2006, no município de Jaguariaíva (Paraná), foi coletado um espécime de trilobita preservado numa concreção em folhelho, depositado na Coleção de Paleontologia do Setor de Ciências da Terra da Universidade Federal do Paraná. O espécime foi descrito por TAVARES (2008), que observou uma estrutura piritizada na região do céfalo e sugeriu tratar-se do molde interno do trato digestório do animal. Conforme VEGA (com. pes.), a estrutura também pode tratar-se do registro de um icnofóssil acima da porção do céfalo. O espécime foi tomografado em outubro de 2015, mas as imagens ainda não haviam sido analisadas.

4.1 OBJETIVO GERAL

O objetivo do presente trabalho é determinar se a estrutura piritizada corresponde de fato ao trato digestório do trilobita.

4.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- a) Realizar um levantamento bibliográfico acerca de trilobitas registrados na Formação Ponta Grossa;
- b) Caracterizar o registro de espécimes de trilobita com preservação de partes moles;
- c) Compreender métodos e técnicas utilizadas para observação de partes moles;
- d) Analisar as imagens tomográficas do trilobita previamente realizadas;
- e) Descrever o espécime à luz das novas informações;
- f) Classificar o espécime quanto ao gênero ou espécie, se possível.

3 MATERIAIS E MÉTODOS

O espécime está registrado sob o número NR5987 A e B, constando de parte e contraparte, e está depositado na coleção do LabPaleo do SCT/UFPR.

Inicialmente, foi feito o levantamento bibliográfico, consultando as bases de dados disponíveis na Internet, bem como artigos disponíveis na Biblioteca de Ciência e Tecnologia da UFPR.

O espécime não necessitou de preparação mecânica ou química, já estando em evidência as estruturas necessárias para sua descrição. As imagens foram obtidas utilizando um tomógrafo i-CAT 1719 (FIGURA 2) com as seguintes configurações: kVp = 120, mA = 5, mAs = 37,07. O tomógrafo foi disponibilizado pela Prof.^a. Dr.^a Ângela Fernandes, do Departamento de Estomatologia, Setor de Ciências da Saúde, UFPR. A análise das imagens foi feita com o software i-CAT Vision versão 1.9.3.14. A estrutura piritizada foi então comparada com as descrições de tratos digestórios de trilobita disponíveis na literatura.

FIGURA 2 – TOMÓGRAFO I-CAT 1719



FONTE: O autor (2015).

Em seguida, foi feita a descrição do espécime, comparando com as espécies já descritas na literatura para a Formação Ponta Grossa, com a finalidade de identificação.

4 O FILO ARTHROPODA E OS TRILOBITAS

O Filo Arthropoda, com mais de 1,3 milhão de espécies, é um Filo extremamente bem-sucedido, correspondendo a cerca de 80% da diversidade animal (ZHANG, 2013). Esta diversidade pode ser explicada pela série de estratégias evolutivas conhecidas como artropodização: desenvolvimento de um exoesqueleto duro e articulado, apêndices articulados, ecdise mediada por hormônios e tagmose (BRUSCA; BRUSCA, 2011).

O Filo Arthropoda faz parte de um grupo chamado Ecdysozoa, que inclui também Onychophora, Tardigrada, Nematoda, Nematomorpha, Kinorhynca, Priapulida e Loricifera (MINELLI; FUSCO; BOXSHALL, 2013). O grupo é definido por uma série de sinapomorfias, dentre as quais estão a presença de cutícula pelo menos em alguma fase da vida, com muda induzida por um hormônio esteroidal, presença de α -quitina, ausência de cílios locomotores e de uma “larva primária” ciliada (GIRIBET, 2003).

O registro fóssil dos Arthropoda data da explosão cambriana há 520 milhões de anos e é ricamente preservado pelo alto potencial de fossilização do exoesqueleto (MINELLI; FUSCO; BOXSHALL, 2013). Apesar de um fóssil, *Xenusion*, ser classificado como um potencial artrópodo (embora mais provavelmente seja um onicóforo) e possivelmente ocorrer no Ediacarano superior (ainda que a datação seja incerta), nenhum organismo incontestavelmente artrópode foi encontrado em sedimentos anteriores ao Cambriano (STØMER, 1959). Desde então, os Arthropoda respondem por uma grande parte da biodiversidade no mundo. Vários artrópodes foram encontrados no Folhelho de Burgess (Canadá) e em outros lagerstätten de idade semelhante. Em 1984, na província chinesa de Yunnan, foi descoberto o *lagerstätte* de Chengjiang, onde 40% das espécies coletadas são artrópodes (ZHAO; ZHU; HU, 2010).

Sabe-se que a divisão anteroposterior do corpo e sua segmentação é anterior ao surgimento dos artrópodes, tanto por evidências genéticas, no caso dos genes *Hox* (GRENIER et al., 1997), quanto paleontológicas, no caso de *Sprigginna* ou de *Dickinsonia* da fauna de Ediacara (XIAO; LAFLAMME, 2009).

A redundância de genes abre espaço para uma “experimentação” evolutiva, em que uma cópia pode sofrer modificações enquanto a outra retém a função ancestral. O mesmo pode ser dito para os segmentos corporais, contanto que os segmentos sejam independentes do ponto de vista do desenvolvimento, como é justamente o caso dos Arthropoda, permitindo uma grande maleabilidade evolutiva (MINELLI; FUSCO; BOXSHALL, 2013).

A especialização de segmentos corporais e a modularização conferem diversidade e sucesso evolutivo ao grupo (CARROLL, 2001; CISNE, 1974). A cabeça, por exemplo, é formada pela união de segmentos anteriores do corpo especializados na captação de alimentos e funções sensoriais. A este tipo de associação de segmentos contíguos dá-se o nome de *tagma* (MINELLI; FUSCO; BOXSHALL, 2013). A tagmatização ocorre, em maior ou menor grau, em todos os grupos de Arthropoda, sendo um dos responsáveis pelo grande sucesso ecológico do filo (CARROLL, 2001; MINELLI; FUSCO; BOXSHALL, 2013). Geneticamente, a origem da tagmatização se encontra, ao menos parcialmente, na expressão diferencial de genes *Hox* ao longo do eixo anteroposterior do animal (ANGELINI; KAUFMAN, 2005; GRENIER et al., 1997; MCMENAMIN; MCMENAMIN, 2001; MINELLI; FUSCO; BOXSHALL, 2013).

Através do estudo de um artrópode do Folhelho de Burgess, *Nereocaris exilis*, foi levantada a hipótese de os artrópodes mais basais terem hábito nectônico. *Nereocaris* possui pernas filamentosas, impróprias para caminhar, e que ficavam alojadas numa carapaça bivalve. Assim, a interpretação é de que o animal nadava por movimentos abdominais. O desenvolvimento do exoesqueleto articulado, portanto, teria ajudado este grupo basal de artrópodes nectônicos a nadar, servindo de apoio para os músculos da parede do corpo (LEGG et al., 2012).

O esqueleto dos artrópodes varia em detalhes conforme o grupo, mas em geral é composto de uma epicutícula mais externa e uma procutícula mais interna, assentada sobre uma camada membranosa logo acima da epiderme (BRUSCA; BRUSCA, 2011). A epicutícula, fina e cerosa, basicamente serve como um impermeabilizante composto de ésteres de ácidos graxos,

hidrocarbonetos de cadeia longa e álcoois (FABRITIUS et al., 2009), sendo especialmente desenvolvida em insetos e aracnídeos (BRUSCA; BRUSCA, 2011). A procutícula, por sua vez, é dividida em uma exocutícula mais externa e uma endocutícula mais interna. Ambas as camadas da procutícula são formadas por planos de arranjos de quitina e proteína (FABRITIUS et al., 2009). Esses arranjos são mineralizados em Trilobita e Crustacea, mas excepcionalmente podem ser também mineralizados em alguns Diplopoda, Opiliones e Diptera (DALINGWATER; MUTVEI, 1989).

A cutícula dos artrópodes impõe uma restrição ao crescimento, o que faz com que o animal precise mudar de esqueleto (isto é, fazer ecdise) periodicamente a fim de crescer (MINELLI; FUSCO; BOXSHALL, 2013). Em todos os Arthropoda, a ecdise é mediada por um hormônio esteroideal chamado ecdisona, embora a sequência de eventos e os órgãos envolvidos possam variar conforme o clado (BRUSCA; BRUSCA, 2011). Em animais calcificados, uma etapa anterior à muda é a reabsorção do cálcio. A quantidade de cálcio reabsorvida depende da quantidade necessária de cálcio para que o organismo se livre da exúvia, do espaço para armazenamento deste cálcio e do espaço necessário para o desenvolvimento da nova cutícula (DALINGWATER; MUTVEI, 1989).

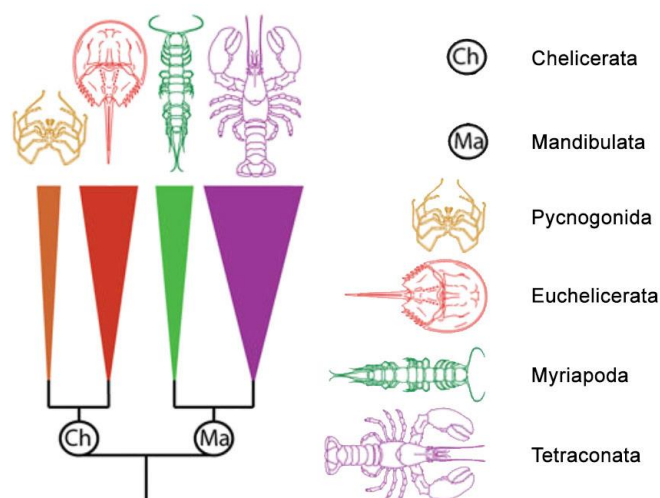
O exoesqueleto de Arthropoda é de especial interesse para a Paleontologia devido ao alto potencial de preservação dos animais e das exúvias (STØMER, 1959). Estudos mostraram que a decomposição da cutícula é bastante lenta, levando cerca de cinco anos para a decomposição completa do exoesqueleto de miriápodes e ortópteros na serapilheira de uma floresta da Carolina do Norte, e foram recuperados fragmentos reconhecíveis de asas de ortópteros 300 dias após serem enterradas. A bioturbação e a dissolução da calcita em esqueletos mineralizados são importantes parâmetros tafonômicos, sendo que a fossilização é mais provável em ambientes menos bioturbados e em águas mais ricas em carbonato (PLOTNICK, 1986).

Várias hipóteses foram traçadas na tentativa de elucidar a filogenia dos Arthropoda modernos. Entre os grupos vivos, encontram-se os Myriapoda, os Cheliceriformes, os Crustacea e os Hexapoda. Myriapoda é um nome dado

ao grupo formado por Diplopoda (piolho-de-cobra), Chilopoda (centopeia), Pauropoda e Symphyla; Cheliceriformes inclui as classes Chelicerata (Arachnida e Merostomata) e Pycnogonida (aranhas-do-mar); Crustacea é um grupo extremamente diverso e heterogêneo de artrópodes marinhos; e Hexapoda é o maior grupo da Terra, contendo Collembola, Diplura, Protura e Insecta (BRUSCA; BRUSCA, 2011).

A história da sistemática de artrópodes, apesar de interessante, é longa demais para o presente trabalho. Assim, somente as conclusões de GIRIBET e EDGECOMBE no livro de MINELLI, FUSCO e BOXSHALL (2013) serão apresentadas (FIGURA 3). Apesar de haver ainda indícios do contrário, é grande a probabilidade de Arthropoda ser constituído por dois grandes grupos, Chelicerata (o mesmo grupo que BRUSCA e BRUSCA, 2011, chamam de Cheliceriformes), composto por Euchelicerata (=Chelicerata *sensu* BRUSCA e BRUSCA, 2011) e Pycnogonida; e Mandibulata. Por sua vez, Mandibulata inclui os Myriapoda e o grupo chamado Tetraconata ou Pancrustacea. Tetraconata inclui os vários grupos que formam o que antigamente era conhecido como Crustacea, hoje sabidamente parafilético, dos quais surge o ramo monofilético de Hexapoda. As relações internas de Tetraconata ainda são assunto de debate intenso (MINELLI; FUSCO; BOXSHALL, 2013).

FIGURA 3 – RELAÇÕES ENTRE ARTHROPODA MODERNOS



FONTE: Adaptado de MINELLI, FUSCO e BOXSHALL (2013)

4.1 TRILOBITA

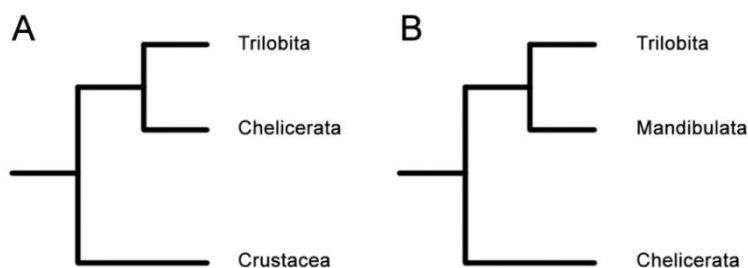
4.1.1 Evolução e diversidade de Trilobita

Trilobita, um grupo monofilético que surge no começo do Cambriano e é extinto durante o evento permotriássico acumulando mais de 19 mil espécies conhecidas ao longo destes 270 milhões de anos, é talvez o conjunto de invertebrados fósseis mais famoso (MINELLI; FUSCO; BOXSHALL, 2013). Trilobitas são animais muito diversos ecologicamente, ocupando nichos pelágicos ou bentônicos, predadores, filtradores ou detritívoros, de águas rasas ou profundas (FORTEY, 2014).

Há controvérsias sobre a posição da classe Trilobita na filogenia dos Arthropoda (MINELLI; FUSCO; BOXSHALL, 2013; WHEELER; CARTWRIGHT; HAYASHI, 1993). Visões tradicionais colocam Trilobita junto a um grupo Crustacea monofilético e Chelicerata (CISNE, 1973; WHEELER; CARTWRIGHT; HAYASHI, 1993). Entretanto, conforme a relação entre Crustacea e Hexapoda ficava mais clara, foi-se formando a ideia de que Trilobita e Chelicerata formariam um clado denominado Arachnomorpha (COTTON; BRADDY, 2007), como mostra a FIGURA 4A.

Recentemente, porém, estudos a respeito da homologia das antenas de Trilobita, Mandibulata e Onychophora colocam Trilobita como um grupo basal de Mandibulata (SCHOLTZ, 2005), como visto na FIGURA 4B.

FIGURA 4 – POSIÇÃO FILOGENÉTICA DE TRILOBITA



A: Trilobita como parte de Arachnomorpha; B: Trilobita como grupo basal de Mandibulata.

Fonte: adaptado de COTTON E BRADY (2007) e de SCHOLTZ (2005).

Os primeiros 100 milhões de anos na história dos trilobitas foram marcados por expansão de diversidade taxonômica e ecológica, com picos de diversificação no Cambriano e no Ordoviciano (HUGHES, 2007). O livro *Treatise of Invertebrate Paleontology* lista sete ordens, além de vários animais de ordem e/ou família desconhecida à época (HARRINGTON et al., 1959a). Atualmente, sabemos que as “ordens” Corynexochida e Ptychopariida provavelmente são parafiléticas (FORTEY, 2001; HUGHES, 2007).

No Brasil, a pesquisa com trilobitas começou tímida em 1875, com a descrição de duas espécies do Devoniano da bacia amazônica (GHILARDI; SIMÕES, 2007). Em 1913, John Clarke publicou sua clássica monografia a respeito da fauna devoniana do Paraná, apresentando 13 espécies até então não descritas de trilobita (CLARKE, 1913). Desde então, várias revisões e adições foram feitas ao conhecimento a respeito do Devoniano paranaense (GHILARDI et al., 2013). Uma revisão recente feita por MORI e LEME (2016) atualizou a lista de trilobitas calmonídeos, removendo tafotáxons do rol de espécies.

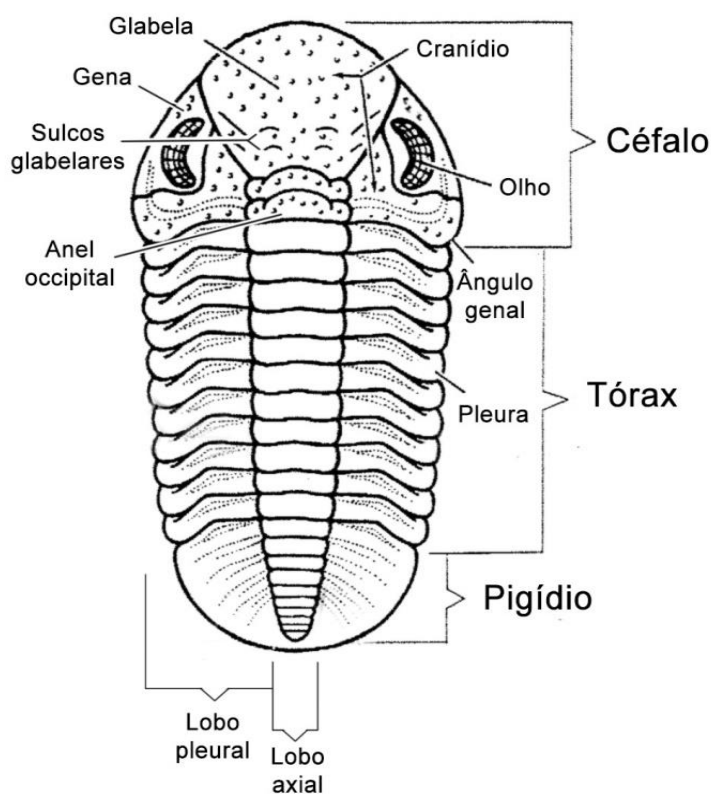
Todos os trilobitas encontrados na Formação Ponta Grossa pertencem à ordem Phacopida, sobretudo às famílias Calmoniidae e Holomanotidae (BOSETTI et al., 2012; CLARKE, 1913; GHILARDI; SIMÕES, 2007; MORI; LEME, 2016; SOARES, 2007; SOARES; SIMÕES; LEME, 2008). Esta ordem é caracterizada, segundo FORTEY (2001), por animais cuja larva protaspis possui espinhos e estrutura glabelar específicos, o que faz incluir a subordem Phacopina, caracterizada pelos olhos esquizocroais típicos, e outras duas subordens (Cheiruroidea e Calymenoidea) de morfologias mais divergentes.

Os trilobitas foram extintos ao final do Permiano. Modelos matemáticos indicam que o tempo de existência das espécies era 14% a 28% menor do que o de outros invertebrados marinhos devido à baixa adaptação aos eventos que ocorreram no fim do Paleozoico (RAUP, 1991).

4.1.2 Anatomia externa

O nome Trilobita deriva do exoesqueleto dividido longitudinalmente em três lobos: um central, denominado lobo axial, e dois laterais, chamados lobos pleurais. Trilobitas possuem o corpo dividido em três tagmas, a saber: céfalo, o mais anterior; tórax; e pigídio (BRUSCA; BRUSCA, 2011; HARRINGTON et al., 1959b), como mostra a FIGURA 5. Esses animais são geralmente ovalados, de exoesqueleto moderadamente convexo, mas com notáveis exceções. O comprimento médio dos trilobitas varia de 3 a 10 centímetros, embora existam espécies com menos de 5 milímetros ou até 70 centímetros de comprimento (HARRINGTON et al., 1959b).

FIGURA 5 – ANATOMIA EXTERNA DORSAL DE TRILOBITA



FONTE: Adaptado de HARRINGTON et al. (1959).

Trilobitas possuem exoesqueletos calcificados, o que traz implicações tafonômicas traduzidas num maior potencial de preservação tanto de carcaças

quanto de exúvias (GHILARDI, 2004). A espessura da cutícula depende da porção do esqueleto e da espécie observadas, variando de 7 µm na porção mais fina de *Agnostus pisiformes* a 600 µm na porção mais espessa de *Phacops granulatus*, podendo até ultrapassar 1 mm no céfalo de trilobitas maiores (DALINGWATER, 1973). A exuviação podia se dar por suturas no céfalo ou, no caso dos calmoniídeos e homalonotídeos, pela articulação entre o céfalo e o tórax (GHILARDI, 2004).

O tagma mais anterior dos trilobitas, comumente chamado de céfalo, é composto por quatro ou cinco segmentos (BERGSTRÖM, 1973; HUGHES, 2003a, 2007). De acordo com HARRINGTON et al. (1959), a palavra “céfalo” *stricto sensu* refere-se à carapaça rígida formada pela fusão dos tergitos do primeiro tagma, sendo preferível chamar o tagma de “região cefálica”. Tendo em vista que a maior parte da comunidade paleontológica usa o termo “céfalo” como sinônimo de “região cefálica”, usaremos o primeiro termo em detrimento do segundo por uma questão de simplicidade, e o mesmo vale para os outros tagmas.

A divisão do corpo em lobos faz com que o céfalo de trilobita apresente uma porção central, a glabela, e duas laterais, a gena. A glabela forma uma região abaulada em maior ou menor grau, limitada lateralmente pelos sulcos axiais e anteriormente pelo sulco pré-glabeular. Posteriormente, a glabela é limitada posteriormente pelo sulco occipital e o anel occipital (HARRINGTON et al., 1959b). Pequenos sulcos glabeulares transversais delimitam os quatro lobos glabeulares e são indícios de pontos de fixação para musculatura dos apêndices cefálicos (BERGSTRÖM, 1973).

A região genal é caracterizada pela presença dos olhos compostos e de suturas faciais, exceto na subordem Agnostina (BERGSTRÖM, 1973). As suturas faciais dividem a região genal em librigena, mais lateral, e fixigena, mais medial e que forma o cranídio em conjunto com a glabela. A gena pode apresentar espinhos ao longo da margem livre, chamando-se espinhos progenais, genais ou metagenais se estiverem localizados anteriormente, sobre ou posteriormente ao ângulo genal (HARRINGTON et al., 1959b).

Ventralmente existem três esternitos no céfalo: a placa rostral, o hipóstoma (ambos pré-orais) e o metástoma (pós-oral), sendo este último conhecido em apenas alguns gêneros (HARRINGTON et al., 1959b). O hipóstoma é uma placa, geralmente de formato ovalado, que cobre a boca do animal e apresenta muitas variedades associadas a hábitos alimentares diferentes (BARROS, 2004; HARRINGTON et al., 1959b). O céfalo apresenta, ainda, um par de antenas articuladas pré-orais unirremes e três pares de pernas pós-orais birremes (HUGHES, 2007; SCHOLTZ, 2005).

O tórax dos Trilobita é multissegmentado e articulado (BERGSTRÖM, 1973; HARRINGTON et al., 1959b; HUGHES, 2007). O número de segmentos torácicos varia conforme o grupo, podendo ser de dois em alguns Agnostida a mais de 40 em certos Olenellidae e Menomoniidae (HARRINGTON et al., 1959b). A articulação dos tergitos é necessária para o comportamento de enrolamento, amplamente distribuída entre os grupos de Trilobita (embora ausente nos primeiros trilobitas cambrianos). O enrolamento é importante para proteger a parte ventral do tórax, que de outra forma seria vulnerável (BERGSTRÖM, 1973; HARRINGTON et al., 1959b; HUGHES, 2007). De modo geral, os segmentos do tórax dos trilobitas são homônimos, mas exceções, como o segmento macropleural, podem ocorrer (HUGHES, 2003a, 2003b). Não se conhece a função do segmento macropleural, mas especula-se que esteja relacionada a funções reprodutivas (HARRINGTON et al., 1959b; HUGHES, 2003b). Outra exceção à homogeneidade dos segmentos torácicos em Trilobita é a divisão do tórax em protórax e opistotórax em trilobitas oleneloideos, marcada por uma súbita diminuição no tamanho dos segmentos (HUGHES, 2003b).

Os apêndices do tórax, birremes, tinham as funções de locomoção ambulacral, natatória e de trocas gasosas (HARRINGTON et al., 1959b). Esta condição é considerada basal para os membros locomotores de Arthropoda (BOXSHALL, 2004; MINELLI; FUSCO; BOXSHALL, 2013). O endopodito, com cerca de sete podômeros, apresenta função locomotora, enquanto o exopodito é lamelado (HUGHES, 2003b). Outros autores divergem quanto à terminologia usada para as partes das pernas de Trilobita (BERGSTRÖM, 1973; HARRINGTON et al., 1959b), mas a discussão foge ao escopo deste trabalho.

O tagma mais posterior dos trilobitas, chamado pigídio, é constituído de vários somitos fundidos, variando de um único somito em alguns olenelídeos até mais de 30 em certos dionidídeos (HARRINGTON et al., 1959b). Juntamente com o tórax, o pigídio forma o tronco do trilobita (HUGHES, 2007; HUGHES; MINELLI; FUSCO, 2006), e ao longo da história evolutiva do grupo houve uma tendência geral de aumento no número de somitos alocados no pigídio em detrimento do tórax chamada de caudalização (HUGHES, 2003b, 2007). Uma forma de descrever os trilobitas é comparando o tamanho do pigídio com o do céfalo. Dizemos que o animal apresenta micropígio, isopígio ou macropígio se o pigídio for menor, igual ou maior que o céfalo, respectivamente (HARRINGTON et al., 1959b). São conhecidos apêndices pigidiais para apenas nove táxons, e na maioria deles as pernas birremes mais posteriores apresentam diminuição de tamanho em relação às anteriores (HUGHES, 2003b). Muitas espécies apresentam espinhos pigidiais, e uma espécie, *Olenoides serratus*, possui um par de cercos segmentados unirremes no último segmento pigidial (HARRINGTON et al., 1959b; HUGHES, 2003b).

4.1.3 Anatomia interna

É um aspecto tafonômico conhecido que partes moles de qualquer organismo sofrem necrólise logo na primeira etapa da fossilização e, por isso, raramente são preservados (HOLZ; SIMÕES, 2002; MARTIN, 1999; SIMÕES et al., 2010). Assim, são raros os casos de preservação de órgãos internos (HOLZ; SIMÕES, 2002). Transporte, velocidade de soterramento e anóxia colaboram com a preservação de partes moles, assim como ambientes que favoreçam a formação de concreções (MARTIN, 1999). Em Trilobita, a maior parte dos registros de partes moles é representada por mineralizações diagenéticas e marcas no esqueleto, como manchas e apódemas (HARRINGTON et al., 1959b; LEROSEY-AUBRIL; HEGNA; OLIVE, 2011).

A musculatura dos trilobitas nunca foi diretamente observada, mas pode ser inferida a partir de marcas esqueletais e da anatomia externa. No céfalo, por exemplo, são encontrados quatro pares de áreas de fixação

muscular cuja localização na glabella e formato são aproximadamente constantes entre os grupos de Trilobita e se relacionam com os quatro pares de apêndices birremes (BERGSTRÖM, 1973; HARRINGTON et al., 1959b; LEROSEY-AUBRIL; HEGNA; OLIVE, 2011). No tórax e no pigídio, as marcas de fixação muscular mais evidentes também são referentes à musculatura das pernas, sendo que no pigídio pode-se observar as fixações distintas para os músculos antagonistas (HARRINGTON et al., 1959b).

Traços de outros órgãos internos, como os do sistema circulatório (BERGSTRÖM, 1973; JELL, 1978), são altamente controversos (HARRINGTON et al., 1959b). Entretanto, por causa da ontogenia dos Trilobita, sabe-se que órgãos vitais deveriam estar alojados no céfalo. A primeira forma larval mineralizada de Trilobita é chamada protaspis e é constituída do céfalo e de um pequeno protopigídio (HARRINGTON, 1959; HUGHES, 2003b; HUGHES; MINELLI; FUSCO, 2006). Assim, o céfalo precisava ser capaz de sustentar todas as funções vitais (HUGHES, 2003a).

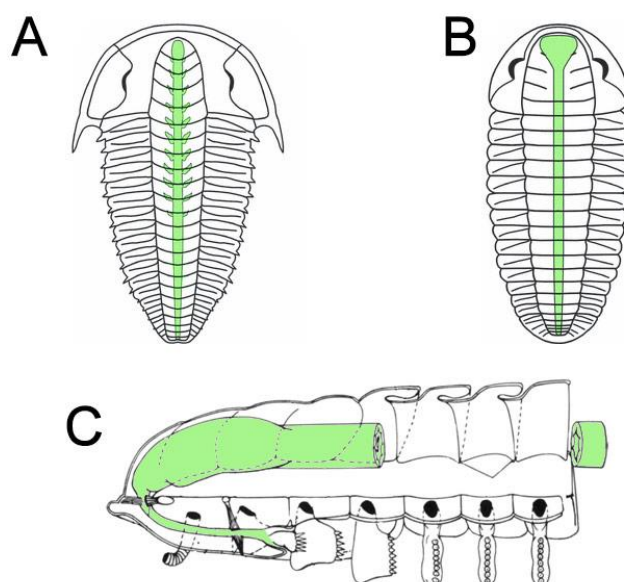
Quando preservado, o sistema digestório de Trilobita geralmente é representado por moldes internos (LEROSEY-AUBRIL; HEGNA; OLIVE, 2011). O tubo digestório de Trilobita começa com a boca, localizada ventralmente no animal e posterior ao hipóstoma (BERGSTRÖM, 1973; FORTEY; OWENS, 1999; HARRINGTON et al., 1959b; SCHOLTZ, 2005). O alimento chegava à boca com a ajuda das gnatobases dos apêndices cefálicos nos animais que apresentam indícios de alimentação por predação (FORTEY; OWENS, 1999) ou através de corrente gerada pelos exitos nos animais filtradores (CISNE, 1973; FORTEY; OWENS, 1999).

O esôfago ou faringe dos trilobitas localiza-se sobre o hipóstoma (CISNE, 1973; FORTEY; OWENS, 1999) e possui poucos milímetros de diâmetro mesmo nos maiores animais (CISNE, 1973). Músculos dilatadores do esôfago ligavam este órgão ao hipóstoma (CISNE, 1973; LEROSEY-AUBRIL; HEGNA; OLIVE, 2011).

O curto esôfago dirige-se anteriormente para ligar a boca ao estômago ou papo, localizado sob a glabella e ocupando a maior parte do espaço entre esta e o hipóstoma (BERGSTRÖM, 1973; FORTEY; OWENS, 1999;

LEROSEY-AUBRIL; HEGNA; OLIVE, 2011). Segundo as observações de LEROSEY-AUBRIL, HEGNA e OLIVE (2011), existem dois morfotipos principais para a região cefálica do trato digestório. O primeiro consiste numa estrutura dilatada, saculiforme, correspondendo a um estômago ou papo propriamente dito, chamado pelos autores de tipo 1. O outro morfotipo consiste num tubo de diâmetro relativamente constante ao longo da glabella e em sua transição para o tórax, com cecos digestórios pareados em cada segmento corporal, sendo chamado de tipo 2 (FIGURA 6).

FIGURA 6 – TRATO DIGESTÓRIO DE TRILOBITA



A: Trato digestório tipo 1; B: trato digestório tipo 2; C: trato tipo 2 em vista lateral. FONTE: Adaptado de LEROSEY-AUBRIL, HEGNA e OLIVE (2011) e CISNE (1973).

A presença de cecos digestórios é uma característica encontrada principalmente em trilobitas cambrianos, sugerindo que o trato digestório tipo 1 seja uma característica derivada na classe Trilobita (FATKA et al., 2012). Por comparação com artrópodes modernos, LEROSEY-AUBRIL, HEGNA e OLIVE (2011) sugeriram que os cecos sejam locais de produção enzimática, digestão e absorção. Em Agnostida, os cecos partem de um ou dois pares de tubos que emergem do estômago e são bem ramificados radialmente, mantidos no lugar por mesentérios (ÖPIK, 1961). O uso de raios X mostrou que uma estrutura

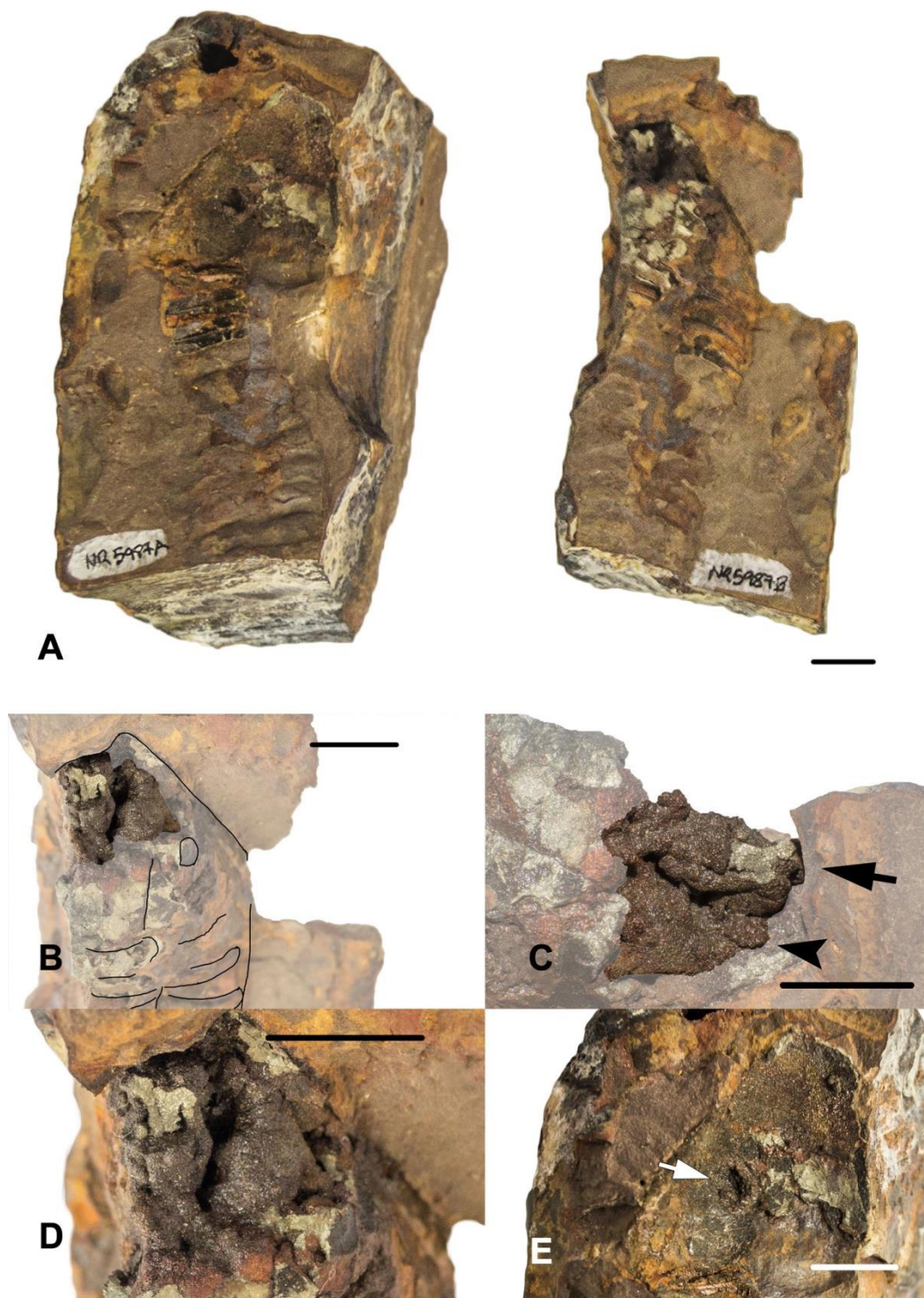
semelhante também ocorre em *Phacops* e *Asteropyge*, cercando o estômago mas não se expandindo para além da região da glabella (STÜRMER; BERGSTRÖM, 1973).

O intestino, porção torácica e pigidial do trato digestório, é um tubo simples que corre sagitalmente até a parte posterior do pigídio, terminando em um ânus, embora alguns animais com trato digestório tipo 2 tenham cecos digestórios nos primeiros segmentos torácicos (CHATTERTON; JOHANSON; SUTHERLAND, 1994; CISNE, 1973; FATKA et al., 2012; FATKA; BUDIL; DAVID, 2015; LEROSEY-AUBRIL et al., 2012; LEROSEY-AUBRIL; HEGNA; OLIVE, 2011).

5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Toda descrição feita neste trabalho tem como referência a posição anatômica de vida do trilobita. O espécime apresenta na região glabelar uma estrutura aproximadamente cilíndrica, levemente achatada dorsoventralmente, com cerca de 8 milímetros de comprimento. A estrutura é caracterizada por não ser uniforme, apresentando calosidades e projeções dorsolaterais, além de uma leve bifurcação em sua porção mais anterior (FIGURA 7B). Em vista lateral, pode-se observar que a estrutura faz, em seu ponto mais anterior, uma curva em direção ventral e posterior (FIGURA 7C).

FIGURA 7 – AMOSTRA COM ESTRUTURAS CEFÁLICAS EM DESTAQUE

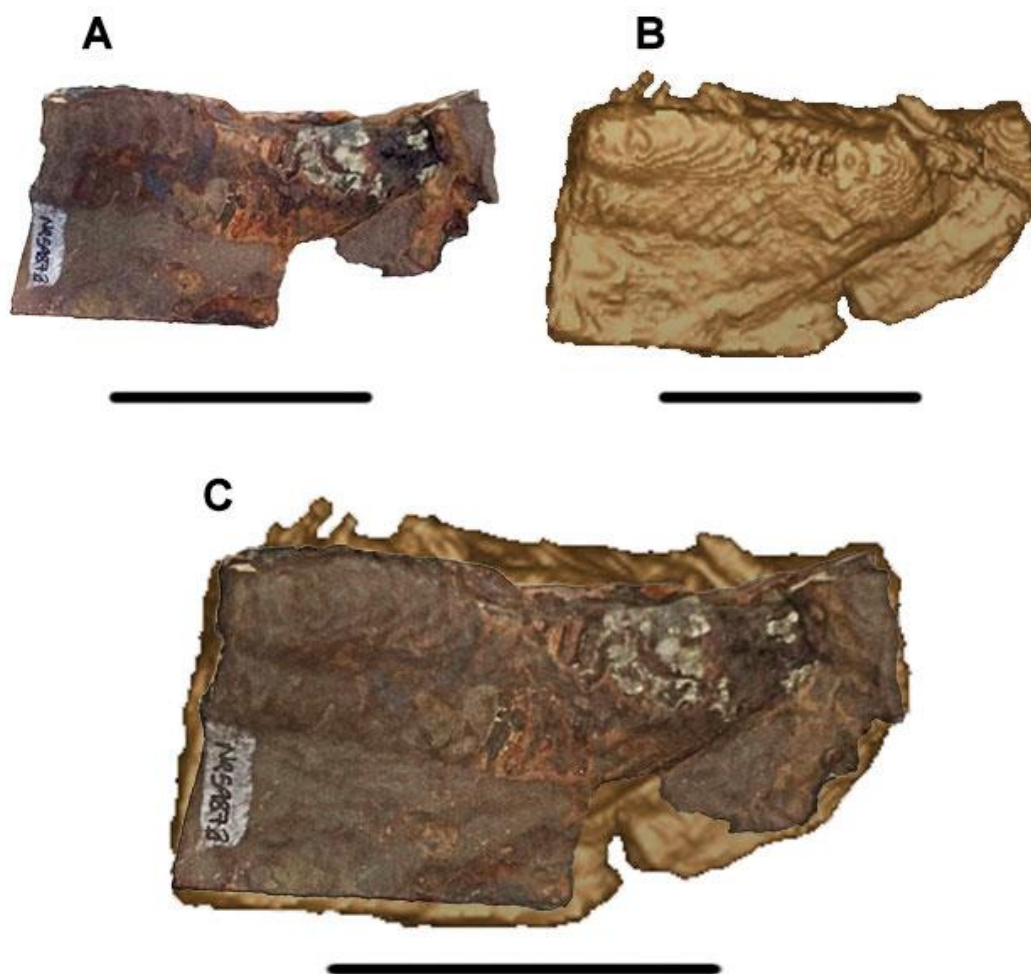


A: Amostra NR5987 A e B, evidenciando o céfalo e parte do tórax do trilobita; B: vista dorsofrontal do céfalo; C: vista dorsolateral, com extremidade anterior apontada para a direita. Note a curvatura em forma de joelho na porção anterior da estrutura (seta) e a projeção lateral maior (ponta de seta); D: detalhe das estruturas glabulares; E: molde externo mostrando céfalo com impressão do olho direito (seta branca). Todas as escalas equivalem a 1 cm. FONTE: O autor (2016).

A tomografia mostra claramente o espécime e a rocha matriz, apesar de a pirita ter gerado alguns artefatos na imagem. Entretanto, o ajuste de brilho e contraste do software i-CAT Vision eliminou os artefatos sem prejudicar a nitidez do fóssil. A FIGURA 8 mostra a comparação entre o espécime e o modelo tridimensional gerado automaticamente pelo tomógrafo, ainda contendo os artefatos. O uso de técnicas radiológicas como a tomografia e a radiografia no estudo paleontológico não é novidade. Wilhelm Stürmer publicou em 1970 um artigo em que ele descreve sucesso na obtenção de imagens radiográficas do trato digestório, brânquias e trato óptico de trilobitas (STÜRMER, 1970), descritos com mais detalhes em 1973 (STÜRMER; BERGSTRÖM, 1973). O advento da tomografia computadorizada, uma forma de fatiamento e reconstrução através de raios X, possibilitou o estudo tridimensional de estruturas internas em fósseis (RUTANA, 2015).

A tomografia mostrou que a estrutura glabelar já descrita estende-se por aproximadamente mais 6 milímetros além do que é possível observar externamente, terminando próximo ao anel occipital e apresenta 5,5 mm de largura em sua porção mais dilatada (FIGURA 9). A porção que se estende para baixo segue por aproximadamente 10 mm desde a parte mais anterior até o seu desaparecimento. O formato em J da estrutura e sua posição em relação às demais estruturas do céfalo são indícios de que ela seja parte do trato digestório do animal, mais especificamente o esôfago e o estômago.

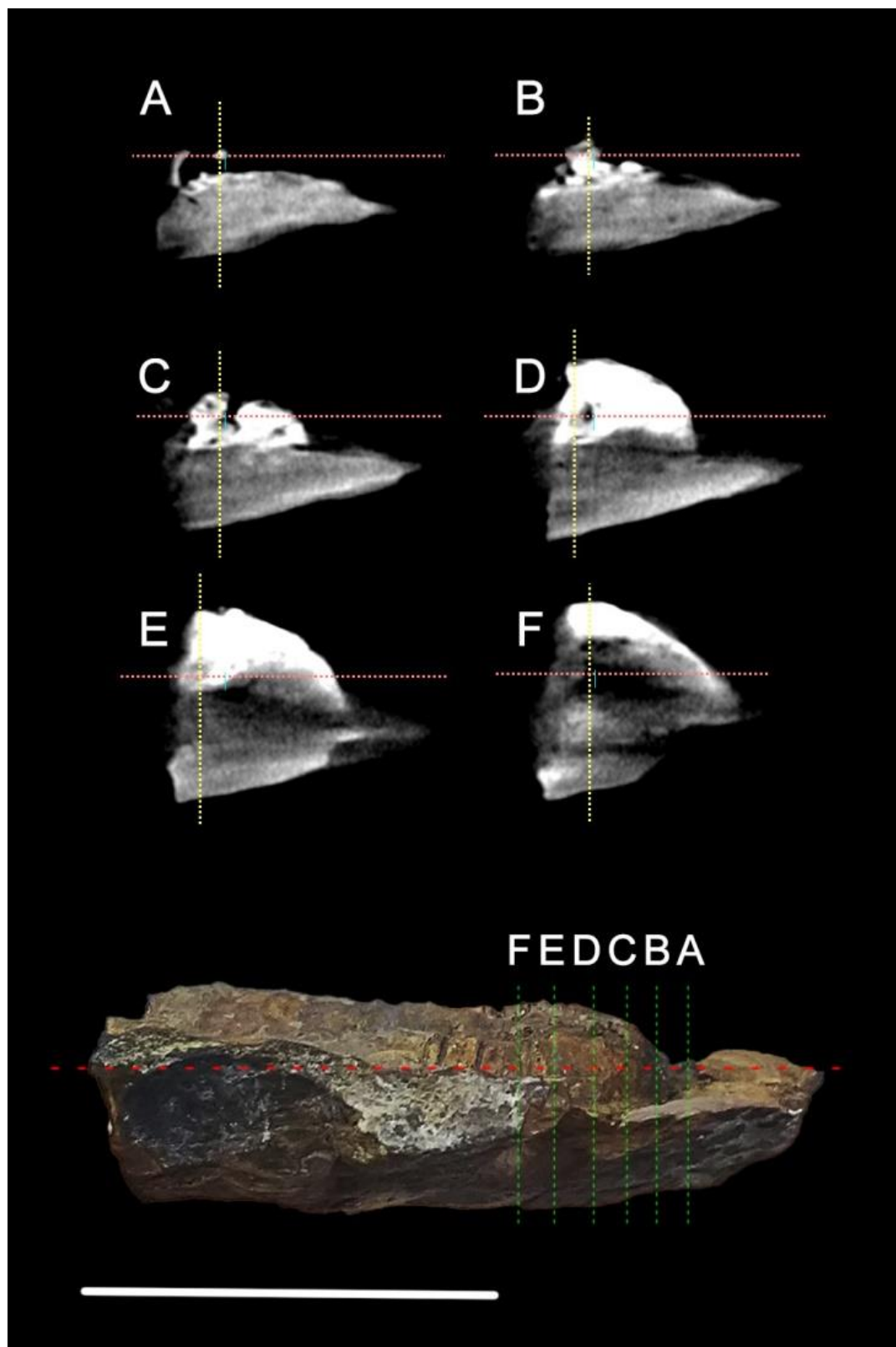
FIGURA 8 – RECONSTRUÇÃO TRIDIMENSIONAL DA TOMOGRAFIA



A: espécime NR5987A; B: reconstrução tridimensional tomográfica; C: sobreposição das imagens anteriores. Todas as situações mostradas são em vista dorsal, com céfalo orientado para a direita. Todas as escalas equivalem a 5 cm. FONTE: O autor (2016).

O formato em J do trato digestório dos trilobitas foi confirmado em 2012 por LEROSEY-AUBRIL e colaboradores. O mesmo grupo sugeriu em 2011 que existissem dois morfotipos de tubo digestório para *Trilobita*. Por se tratar de um espécime devoniano, seria de se esperar que o trato digestório analisado fosse do tipo 2. Entretanto, a dilatação preservada é menor do que aquela encontrada na literatura (ELDREDGE, 1971; LEROSEY-AUBRIL et al., 2012). Como não foi preservada nenhuma porção torácica do tubo digestório, não podemos afirmar com certeza que o tubo pertence ao tipo 1, uma vez que uma das diferenças entre o tipo 1 e o tipo 2 é que aquele possui cecos digestórios pós-occipitais e este, não.

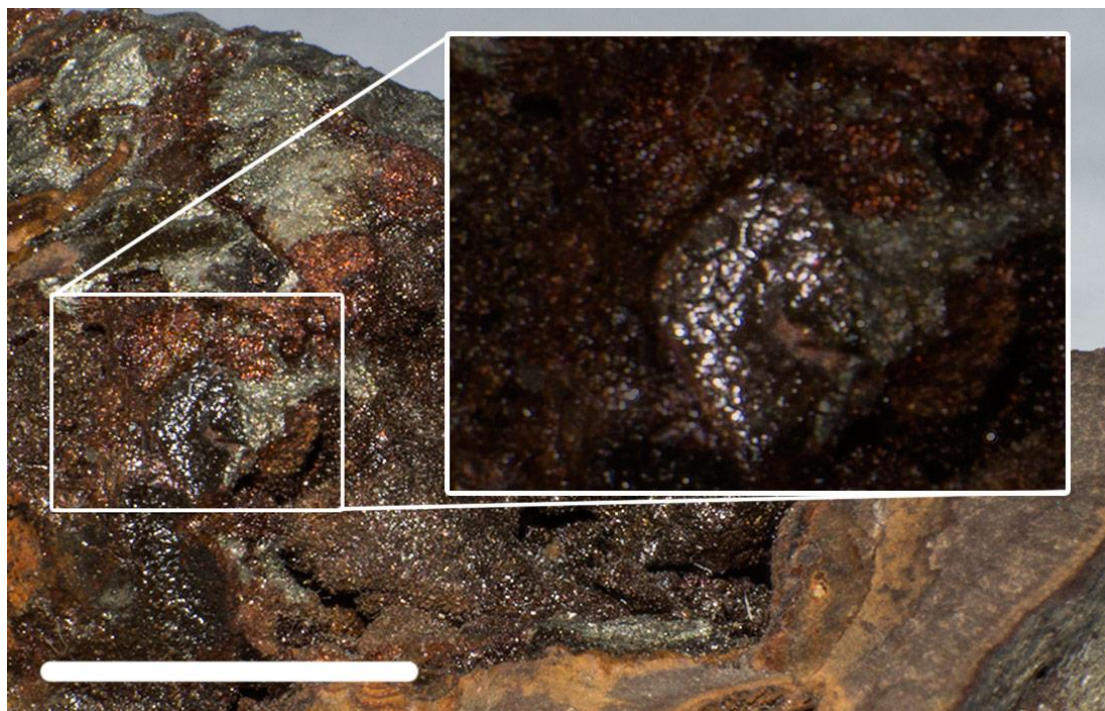
FIGURA 9 – ESTRUTURA GLABELAR



A – E: cortes tomográficos mostrando a estrutura estudada (interseção das linhas pontilhadas vermelhas e amarelas); F: corte mostrando ausência da estrutura glabelar. O plano de corte está indicado na fotografia. A barra de escala equivale a 5 centímetros. FONTE: O autor (2016).

A projeção lateral maior (FIGURA 7B) parece ser comparável ao hepatopâncreas ou glândula digestória de facópodos sugerida por STÜRMER e BERGSTRÖM (1973). Na ocasião, os autores estudaram, usando imagens de raios X, *Phacops* e *Asteropyge*, dois trilobitas pertencentes à ordem Phacopida. Os trilobitas da Formação Ponta Grossa encontrados até hoje também são Phacopida, pertencentes às famílias Holomanotidae e Calmoniidae (CLARKE, 1913; GHILARDI et al., 2013; MORI; LEME, 2016; SOARES; SIMÕES; LEME, 2008). O espécime em questão possui céfalo triangular, sem espinhos, com ângulos genais arredondados, olhos pequenos, esquizocroais (FIGURA 10), e próximos da grande glabella (FIGURA 7E). O olho direito está localizado a cerca de 0,8 cm da margem posterior do céfalo e a cerca de 0.6 cm de sua margem lateral. A maior largura da glabella corresponde a aproximadamente 81% de seu comprimento. Podem ser observados 11 tergitos no tórax incompleto, cujas pleuras possuem extremidades arredondadas, desprovidas de espinhos. Pode-se observar a presença de costelas no eixo longo dos tergitos pleurais do tórax (FIGURA 11). Os sulcos entre os tergitos, especialmente nos lobos pleurais, são mais profundos do que os sulcos axiais. Com base nessas características e na revisão sistemática de MORI e LEME (2016), suspeitamos de que se trate de um *Kozlowskiaspis* (FIGURA 12).

FIGURA 10 – DETALHE DO OLHO DO TRILOBITA



Escala: 1 cm. FONTE: O autor (2016)

FIGURA 11 – VISTA DORSOLATERAL DO ESPÉCIME



Animal em posição de vida. Escala: 1 cm. FONTE: O autor (2016)

FIGURA 12 – KOSZŁOWSKIASPIS



Esquerda: contraparte do espécime NR5987A. Direita: *Koszlowiaspis* Branisa & Vanek, 1973. FONTE: O autor (2016) e AMERICAN MUSEUM OF NATURAL HISTORY ([s.d.])

6 CONCLUSÕES

- A estrutura piritizada corresponde ao trato digestório do animal, uma vez que apresenta a curvatura característica em J e uma glândula digestória anexa.

- O espécime foi confirmado como sendo um trilobita e não uma exúvia. A preservação do trato digestório não ocorreria numa exúvia, já que esta é tão somente o esqueleto deixado para trás durante a ecdise. O fato de o céfalo ter sido moldado em posição de vida também corrobora com esta conclusão, uma vez que trilobitas calmoniídeos deixam a exúvia através da articulação entre o céfalo e o tórax.

- O registro de partes moles em trilobitas é raro, havendo poucos casos em que o trato digestório é preservado. Todos os artigos consultados trazem registro de tratos digestório de animais do hemisfério norte. Este é o primeiro trilobita com o trato digestório preservado encontrado no hemisfério sul.

- Faz-se necessária a confirmação da identidade do espécime como *Kozlowskiaspis* por um(a) taxonomista mais experiente.

REFERÊNCIAS

- AMERICAN MUSEUM OF NATURAL HISTORY. **Gallery of the Devonian Trilobites of Bolivia**. Disponível em: <<http://www.amnh.org/our-research/paleontology/paleontology-faq/trilobite-website/trilobite-localities/bolivian-trilobites-at-the-top-of-the-world/gallery-of-the-devonian-trilobites-of-bolivia/>>. Acesso em: 15 dez. 2016.
- ANGELINI, D. R.; KAUFMAN, T. C. Comparative developmental genetics and the evolution of arthropod body plans. **Annual review of genetics**, v. 39, p. 95–119, 2005.
- BARROS, R. CORRÊA DE. **Morfologia funcional e hábitos de vida de trilobita da Formação Ponta Grossa (Devoniano), Paraná, Brasil**. [s.l: s.n.].
- BERGSTRÖM, J. **Organization, life, and systematics of trilobites**. Oslo: Universitetsforlaget, 1973.
- BOLZON, R. T.; AZEVEDO, I.; ASSINE, M. . Sítio Jaguariaíva, PR - Invertebrados devonianos de grande importância paleobiogeográfica. In: SCHOBENHAUS, C. et al. (Eds.). . **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. 1. ed. Brasília: DNPM/CPRM, 2002.
- BOSETTI, E. P. et al. The first recorded decline of the Malvinokaffric Devonian fauna in the Paraná Basin (southern Brazil) and its cause; taphonomic and fossil evidences. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 37, p. 228–241, 2012.
- BOXSHALL, G. A. The evolution of arthropod limbs. **Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 79, n. 2, p. 253–300, 2004.
- BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. **Invertebrados**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2011.
- CARROLL, S. B. Chance and necessity: the evolution of morphological complexity and diversity. **Nature**, v. 409, n. 6823, p. 1102–9, 2001.
- CHATTERTON, B. D. E.; JOHANSON, Z.; SUTHERLAND, G. Form of the Trilobite Digestive System: Alimentary Structures in Pterocephalia. **Journal of Paleontology**, v. 68, n. 4, p. 294–305, 1994.
- CIGUEL, J. H. G. **Bioestratigrafia dos Tentaculitoidea no flanco oriental da Bacia do Paraná e sua ocorrência na América do Sul (Ordoviciano-Devoniano)**. São Paulo: Universidade de São Paulo, 1989.
- CISNE, J. L. Anatomy of Triarthrus and the relationships of the Trilobita. **FOSSILS AND STRATA**, n. 4, p. 45–63, 1973.
- CISNE, J. L. Evolution of the World Fauna of Aquatic Free-Living Arthropods. **Evolution**, v. 28, n. 3, p. 337, set. 1974.
- CLARKE, J. M. Fósseis Devonianos do Paraná. **Monographias do Serviço**

Geológico e Mineralógico do Brasil, n. 1, p. 353, 1913.

COTTON, T. J.; BRADDY, S. J. The phylogeny of arachnomorph arthropods and the origin of the Chelicerata. **Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences**, v. 94, n. 3, p. 169–193, 2007.

DALINGWATER, J. E. Trilobite cuticle microstructure and composition. **Palaeontology**, v. 16, n. 4, p. 107–109, 1973.

DALINGWATER, J. E.; MUTVEI, H. Arthropod Exoskeletons. **Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends**, v. 5, p. 83–96, 1989.

ELDREDGE, N. Patterns of Cephalic Musculature in the Phacopina (Trilobita) and Their Phylogenetic Significance. **Journal of Paleontology**, v. 45, n. 1, p. 52–67, 1971.

FABRITIUS, H. O. et al. Influence of structural principles on the mechanics of a biological fiber-based composite material with hierarchical organization: The exoskeleton of the lobster homarus americanus. **Advanced Materials**, v. 21, n. 4, p. 391–400, 2009.

FATKA, O. et al. Fossilised guts in trilobites from the upper ordovician letná formation (Prague Basin, Czech Republic). **Bulletin of Geosciences**, v. 88, n. 1, p. 95–104, 2012.

FATKA, O.; BUDIL, P.; DAVID, M. Barrandeumi piirkonnas Tšehhi Vabariigis Ordoviitsiumi trilobiitidel Colpocoryphe ja Flexicalymene leitud seedetrakti elemendid. **Estonian Journal of Earth Sciences**, v. 64, n. 4, p. 255–266, 2015.

FERNANDES, A. C. S. et al. **Guia dos icnofósseis de invertebrados do Brasil**. Rio de Janeiro: Interciência, 2002.

FORTEY, R. The palaeoecology of trilobites. **Journal of Zoology**, v. 292, n. 4, p. 250–259, 2014.

FORTEY, R. A. Trilobite Systematics: the Last 75 Years. **Journal of Paleontology**, v. 75, n. 6, p. 1141–1151, 2001.

FORTEY, R. A.; OWENS, R. M. Feeding habits in trilobites. **Palaeontology**, v. 42, n. 3, p. 429–465, 1999.

GHILARDI, R. P. **Tafonomia Comparada e Paleoecologia dos Macroinvertebrados (Ênfase em Trilobites), da Formação Ponta Grossa (Devoniano, Sub-bacia Apucarana), Estado do Paraná, Brasil**. [s.l.] Universidade de São Paulo, 2004.

GHILARDI, R. P. et al. Sobre os Trilobitas da Bacia do Paraná e o Centenário da Monografia de Clarke (1913) e O Mito de Sísifo na Paleontologia Brasileira. **Terra Plural**, v. 7, n. 1913, p. 75–84, 2013.

GHILARDI, R. P.; SIMÕES, M. G. History and Development of Trilobite Research in Brazil Paleontologists. **New York**, p. 97–104, 2007.

GIRIBET, G. Molecules, development and fossils in the study of metazoan evolution; Articulata versus Ecdysozoa revisited. **Zoology**, v. 106, p. 303–326, 2003.

GRAHN, Y. et al. Palynology and sequence stratigraphy of three Devonian rock units in the Apucarana Sub-basin (Paraná Basin, south Brazil): Additional data and correlation. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 198, p. 27–44, 2013.

GRENIER, J. K. et al. Evolution of the entire arthropod Hox gene set predated the origin and radiation of the onychophoran/arthropod clade. **Current biology : CB**, v. 7, n. 8, p. 547–53, 1997.

HARRINGTON, H. J. et al. Systematic Descriptions. In: MOORE, R. C. (Ed.). . **Treatise of Invertebrate Paleontology**. 1. ed. Lawrence: University of Kansas Press, 1959a. p. O170–O540.

HARRINGTON, H. J. et al. Trilobita. In: MOORE, R. C. (Ed.). . **Treatise of Invertebrate Paleontology**. 1. ed. Lawrence: University of Kansas Press, 1959b. p. O38–O126.

HARRINGTON, H. J. Ontogeny of Trilobita. In: MOORE, R. C. (Ed.). . **Treatise of Invertebrate Paleontology**. 1. ed. Lawrence: University of Kansas Press, 1959. p. O127-145.

HOLZ, M.; SIMÕES, M. G. **Elementos fundamentais de tafonomia**. 1. ed. Porto Alegre: UFRG, 2002.

HUGHES, N. C. Trilobite body patterning and the evolution of arthropod tagmosis. **BioEssays**, v. 25, n. 4, p. 386–395, 2003a.

HUGHES, N. C. Trilobite tagmosis and body patterning from morphological and developmental perspectives. **Integrative and comparative biology**, v. 43, n. 1, p. 185–206, 2003b.

HUGHES, N. C. The evolution of trilobite body patterning. **Annual Review of Earth and Planetary Sciences**, p. 401–434, 2007.

HUGHES, N. C.; MINELLI, A.; FUSCO, G. The ontogeny of trilobite segmentation: a comparative approach. **Paleobiology**, v. 32, n. 4, p. 602–627, 2006.

JELL, P. A. Trilobite respiration and genal caeca. **Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology**, v. 2, n. 4, p. 251:260, 1978.

LEGG, D. A. et al. Cambrian bivalved arthropod reveals origin of arthrodization. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 279, n. 1748, p. 4699–4704, 2012.

LEROSEY-AUBRIL, R. et al. Controls on gut phosphatisation: The trilobites from the Weeks Formation Lagerstätte (Cambrian; Utah). **PLoS ONE**, v. 7, n. 3, 2012.

LEROSEY-AUBRIL, R.; HEGNA, T. A.; OLIVE, S. Inferring internal anatomy

from the trilobite exoskeleton: The relationship between frontal auxiliary impressions and the digestive system. **Lethaia**, v. 44, n. 2, p. 166–184, 2011.

MARTIN, R. E. **Taphonomy: a process approach**. 1. ed. Cambridge: Cambridge University, 1999.

MCMENAMIN, M.; MCMENAMIN, S. K. Homeotic Genes, the Antennapedia Complex in the Trilobite Genome, and Iterative Evolution in Nevadiid and Bristolid Trilobites. In: MCMENAMIN, M. A. S. (Ed.). **Paleontology Sonora: Lipalian and Cambrian**. South Hadley: Meanma Press, 2001. p. 107–113.

MILANI, E. J. **EVOLUÇÃO TECTONO-ESTRATIGRÁFICA DA BACIA DO PARANÁ E SEU RELACIONAMENTO COM A GEODINÂMICA FANEROZÓICA DO GONDWANA SUL-OCIDENTAL**. Porto Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1997.

MILANI, E. J. et al. Sequences and Stratigraphic Hierarchy of the Paraná Basin (Ordovician to Cretaceous), Southern Brazil. **Bol. IG USP, Série Científica**, v. 29, p. 173, 1998.

MILANI, E. J. et al. Bacia do Paraná. **Boletim de Geociências da Petrobras**, v. 15, n. 2, p. 265–287, 2007.

MINELLI, A.; FUSCO, G.; BOXSHALL, G. **Arthropod Biology and Evolution**. Londres: Springer, 2013.

MORI, A.; LEME, J. DE M. Systematic revision of Calmoniidae (Trilobita, Phacopida) of the Ponta Grossa Formation (Devonian), Paraná Basin, Apucarana Sub-basin, Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 19, n. 2, p. 167–180, 2016.

NG, C. **FACIOLOGIA, CONSIDERAÇÕES BIOESTRATIGRÁFICAS E PALEOAMBIENTAIS DA FORMAÇÃO PONTA GROSSA EM AFLORAMENTOS DO FLANCO LESTE DA SUB-BACIA DE APUCARANA, DEVONIANO DA BACIA DO PARANÁ**. [s.l.] Universidade Federal do Paraná, 2013.

ÖPIK, A. A. Alimentary caeca of agnostids and other trilobites. **Paleontology**, v. 3, n. 4, p. 410–38, 1961.

PETRI, S. Sedimentação Precarbonífera da Bacia do Paraná - Estado-de-arte. In: SIMPÓSIO SOBRE A CRONOESTRATIGRAFIA DA BACIA DO PARANÁ (Ed.). **Boletim de Resumos**. 3. ed. Barra do Garças: UERJ, 1997. p. 1–2.

PETRI, S.; FÚLFARO, V. J. **Geologia do Brasil**. São Paulo: EdUSP, 1984.

PLOTNICK, R. E. Taphonomy of a Modern Shrimp: Implications for the Arthropod Fossil Record. **PALAIOS**, v. 1, n. 3, p. 286, jun. 1986.

RAUP, D. Extinction: bad genes or bad luck? **New scientist (1971)**, v. 131, n. 1786, p. 46–49, 1991.

RODRIGUES, R.; BERGAMASCHI, S. Caracterização Química da Primeira Superfície de Inundação Máxima do Devoniano Inferior na Bacia do Paraná e

Sua Utilização como Marco Cronoestratigráfico. In: SIMPÓSIO SOBRE A CRONOESTRATIGRAFIA DA BACIA DO PARANÁ (Ed.). . **Boletim de Resumos**. 3. ed. Barra do Garças: UERJ, 1997. p. 9.

RUTANA, M. A. **New Information about the Internal Anatomy and Taphonomic History of Trilobites Revealed through CT Scanning**. Columbus: Ohio State University, 2015.

SCHOLTZ, G. Heads, Hox and the phylogenetic position of trilobites. **Crustacean Issues**, n. April, p. 139, 2005.

SIMÕES, M. G. et al. Tafonomia: Processos e Ambientes de Fossilização. In: CARVALHO, I. DE S. (Ed.). . **Paleontologia**. 3. ed. Rio de Janeiro: Interciência, 2010. p. 19–51.

SOARES, S. P. **SISTEMÁTICA, TAFONOMIA E PALEOECOLOGIA DE TRILOBITA, PHACOPIDA (HOMALONOTIDAE, CALMONIIDAE), FORMAÇÃO PONTA GROSSA (DEVONIANO), SUB-BACIA APUCARANA, ESTADO DO PARANÁ, BRASIL**. [s.l.] Universidade de São Paulo, 2007.

SOARES, S. P.; SIMÕES, M. G.; LEME, J. D. E. M. O Papel Da Fossilização E Do Intemperismo Na Sistemática De Trilobites Phacopida (Calmoniidae E Homalonotidae) Do Devoniano Da Bacia Do Paraná, Brasil. **Rev. bras. paleontol**, v. 11, n. 2, p. 117–128, 2008.

STØMER, L. Arthropoda - General Features. In: MOORE, R. C. (Ed.). . **Treatise of Invertebrate Paleontology**. 1. ed. Lawrence: University of Kansas Press, 1959. p. O3–O15.

STÜRMER, W. Soft Parts of Cephalopods and Trilobites: Some Surprising Results of X-ray Examinations of Devonian Slates. **Science**, v. 170, n. 3964, p. 1300–1302, 1970.

STÜRMER, W.; BERGSTRÖM, J. New discoveries on trilobites by X-rays. **Paläontologische Zeitschrift**, v. 47, n. 1/2, p. 104–141, 1973.

TAVARES, P. K. **Trilobita (Arthropoda) Registrado Na Formação Ponta Grossa , Devoniano Da Bacia Do Paraná : Curitiba Julho 2008** Patrícia Koniarski Tavares **Trilobita (Arthropoda) Registrado Na Formação Ponta Grossa , Devoniano Da Bacia Do Pa**. Curitiba: Universidade Federal do Paraná, 2008.

TORSVIK, T. H.; COCKS, L. R. M. Gondwana from top to base in space and time. **Gondwana Research**, v. 24, n. 3–4, p. 999–1030, 2013.

WHEELER, W. C.; CARTWRIGHT, P.; HAYASHI, C. Y. **Arthropod phylogeny: a combined approach** **Cladistics**, 1993. Disponível em: <<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1096-0031.1993.tb00207.x/abstract>>

XIAO, S.; LAFLAMME, M. On the eve of animal radiation: phylogeny, ecology and evolution of the Ediacara biota. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 24, n. 1, p. 31–40, 2009.

ZHANG, Z. Q. Phylum Arthropoda. **Zootaxa**, v. 3703, n. 1, p. 17–26, 2013.

ZHAO, F. C.; ZHU, M. Y.; HU, S. X. Community structure and composition of the Cambrian Chengjiang biota. **Science China Earth Sciences**, v. 53, n. 12, p. 1784–1799, 2010.